

University of Groningen

The ecology and evolution of anti-predation traits in a burrowing bivalve, *Macoma balthica*
Edelaar, Wilhelmus Maria Cornelis

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:
2002

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Edelaar, W. M. C. (2002). The ecology and evolution of anti-predation traits in a burrowing bivalve, *Macoma balthica*. [Groningen]: University of Groningen.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Nederlandse samenvatting

Het belang van predatie

In dit proefschrift wordt predatie gedefinieerd als de dood van een individu (prooi) veroorzaakt door een ander individu (predator) met als voornemen of als gevolg van het onttrekken van energie en nutrienten. Dit omvat dus ook de dood van individuen die niet worden opgegeten door de predator omdat hij ze kwijtraakt of van mening verandert, van individuen die sterven gedurende of na het gedeeltelijk opgegeten worden, en van individuen die sterven door planteneters, parasitoiden, parasieten en ziektes.

Men denkt dat predatie een oud proces is, mogelijk ontstaan uit het opeten van om andere redenen reeds gestorven individuen. Veel kenmerken van zeer oude fossielen uit het Cambrium worden opgevat als kenmerken die predatie tegengaan (anti-predatie kenmerken) en vanaf die periode worden ook gefossiliseerde maaginhouden gevonden die duiden op predatie.

Predatie heeft altijd veel aandacht getrokken en zal dat ook wel blijven doen, zowel van wetenschappers als het algemene publiek. Misschien omdat het de menselijke interesse in de dood voedt, maar zeker ook omdat het een van de belangrijkste ecologische interacties tussen levende wezens betreft, misschien in belang slechts verlagen door concurrentie (om bijvoorbeeld hulpbronnen of voortplantingspartners).

Er is een aantal manieren om predatie onder te verdelen; één manier is om te kijken naar de effecten op de prooien: (1) ecologische effecten en (2) evolutionaire effecten.

(1) Predatie heeft een invloed op de populatiestructuur. Deze invloed kan dichtheidsafhankelijk zijn, bijv. door een verminderde concurrentie om hulpbronnen leidend tot een veranderd sterfte- of reproductiepatroon. Een verandering in populatiestructuur kan ook komen door verschillen in predatiedruk voor specifieke groepen van de populatie, bijv. kleinere, oudere, mannelijke individuen etc. Er is een grote hoeveelheid literatuur over de effecten van predatie op populatiestructuur die ik hier niet zal bespreken omdat in mijn proefschrift deze effecten slechts af en toe terugkomen.

Het ecologische effect van predatie kan ook komen doordat kenmerken van de prooien veranderen, bijv. door gedeeltelijke predatie of door de opwekking van fenotypische plasticiteit (hierover later meer). Voorkomen, functioneren en evolutie van kenmerk gerelateerde ecologische effecten van predatie staan centraal in dit proefschrift, en worden later verder geïntroduceerd.

(2) Predatie kan selectief zijn en een sterk effect hebben op het reproductief succes van individuen. Daardoor kan predatie leiden tot selectie voor bepaalde erfelijke kenmerken en dus leiden tot een genetische verandering van de populatie (zie box 1). Dit is het evolutionaire gevolg van predatie. Ecologische en evolutionaire gevolgen zijn erg verweven met elkaar, dus deze twee gevolgen van predatie komen altijd samen voor. Toch kan het helpen om soms dit onderscheid te maken.

Box 1- Hoe evolutie door natuurlijke selectie werkt

De kijk van de biologie op de wereld is de laatste 150 jaar drastisch veranderd. Dieren en planten worden niet meer beschouwd als ontworpen, onveranderlijke schepsels, maar als tijdelijke eindproducten van de interactie tussen hun genetische achtergrond en de omgeving. Sinds de dagen van Darwin en Mendel is er een grote hoeveelheid theorie en gegevens over de evolutie van kenmerken ontstaan, leidend tot een hedendaagse consensus. Elk levend 'schepsel' heeft een individuele set met genetische informatie, opgeslagen in zijn DNA. Dit DNA, en dus de informatie daarop, wordt gecopieerd en doorgegeven aan de nakomelingen. Door mutatie (veranderingen in het DNA door foutief copieren) en recombinatie (de vermenging van het DNA van beide ouders in een nieuw individu) verschillen individuen in hun genetische samenstelling, hun 'genotype'. Doordat individuen verschillen in hun genotypen en in hun omgeving, verschillen ze ook in hun uiterlijke verschijning en gedrag, hun 'phenotype'. Als deze verschillen in phenotypen leiden tot verschillen in het aantal nakomelingen tussen genotypen (bijvoorbeeld door interacties met abiotische factoren, concurrenten, roofdieren, ziektes etc.), dan zal de genotypische samenstelling van de volgende generatie verschillen van de samenstelling van de ouderpopulatie. Er is dan namelijk een oververtegenwoordiging van de genotypes die beter presteerden in de omgeving van de oudergeneratie doordat sterfte en voortplanting niet willekeurig gebeurden: er was natuurlijke selectie. Dit proces wordt elke generatie herhaald, en de populaties planten en dieren kunnen dus veranderen: ze raken aangepast aan hun omgeving.

Hoe prooien zich wapenen tegen predatie

Als predatie selectief is, leidt het vrijwel automatisch tot prooien die beter aangepast zijn aan predatie. Tot welk soort aanpassingen zou dit kunnen leiden?

De meest herkenbare aanpassingen zijn wel de aanpassingen die direct tot verminderd risico leiden: schutkleuren, morfologische verdediging, vluchtgedrag, giftigheid etc. Echter, prooien kunnen zich ook aan predatie aanpassen door het over een hele andere boeg te gooien: zorgen dat je je hebt voortgeplant voordat je opgegeten wordt. Predatie leidt dus vaak tot kleine prooien die snel volwassen worden. In beide gevallen (verminderd predatierisico of versneld reproduceren) is het uiteindelijke voortplantingsvermogen het samenvattende kenmerk waar predatie onbedoeld op selecteert.

Vaak is het niet wikkelen, omdat moet zich langzaam voedsel verzamelt voort. Of het voortleidend tot verminderde afwegingen zijn in de naire proces een

Een goede manier (derde groei) teru een serieus risico in de tijd en ruimte bepaalde habitat informatie is die rend. Dit soort vermen we phenotype zelfde genotype v

Phenotypische manieren, die elk worden vergeleken gaan binnen het geschikt is: dit he is het gedrag van ook mogelijk: tij wikkelen of niet, het kenmerk overgedurende zijn o kan die stekel zic gevoegd, net zon wikkeling van al nodig, en als er v niveaus van plas als er evolutie is een individu.

Een andere a Plasticiteit kan in en reproductiesc zodat elk type k derbaar kan zijn

Ondanks dat den aan al die pl ren), is het toch

Vaak is het niet mogelijk om beide typen van aanpassing tot in de perfectie te ontwikkelen, omdat ze elkaar uitsluiten. Bijvoorbeeld: een dier met goede schutkleuren moet zich langzaam bewegen anders valt hij teveel op, en daardoor kan hij maar weinig voedsel verzamelen, groeit dus langzaam, en plant zich pas op hogere leeftijd voort. Of het vormen van beschermende kenmerken als stekels of gif kost energie, leidend tot verminderde groei en een verhoogde reproductieve leeftijd. Dit soort afwegingen zijn in de biologie schering en inslag, maar ook hier heeft het evolutionaire proces een mouw aan weten te passen.

Een goede manier om de kosten van anti-predatie aanpassingen (bijv. verminderde groei) terug te dringen, is om je alleen tegen predatie te wapenen als er ook een serieus risico op predatie is. Predatoren komen namelijk niet homogeen verdeeld in de tijd en ruimte voor: misschien overwinteren ze wel, of komen ze alleen in bepaalde habitats voor. In dat geval is een verdediging die alleen optreedt als er informatie is die aangeeft dat predatierisico aanwezig is, in potentie kostenbesparend. Dit soort veranderingen in het gedrag of de morfologie van een individu noemen we fenotypische plasticiteit (omdat de uiterlijke verschijningsvorm van hetzelfde genotype veranderlijk is).

Phenotypische plasticiteit kan ook weer onderverdeeld worden op verschillende manieren, die elk een bepaald aspect benadrukken. Een as waarlangs plasticiteit kan worden vergeleken is die van temporele variabiliteit. Een kenmerk kan komen en gaan binnen hetzelfde individu, afhankelijk van wat er op dat moment het meest geschikt is: dit heet ook wel fenotypische flexibiliteit. Een goed voorbeeld hiervan is het gedrag van dieren, dat verandert voortdurend. Meer permanente plasticiteit is ook mogelijk: tijdens de ontwikkeling van een individu kan een kenmerk zich ontwikkelen of niet, maar die toestand kan daarna niet meer veranderd worden, zelfs als het kenmerk overbodig is geworden. Een voorbeeld is een watervlo die stekels krijgt gedurende zijn ontwikkeling als er vissen in het water zijn: bij volwassen watervlooien kan die stekel zich echter niet meer ontwikkelen als er plotseling vissen worden toegevoegd, net zomin als die stekels verdwijnen als de vissen verdwijnen. Voor de ontwikkeling van al deze plastische kenmerken is een achterliggende genetische code nodig, en als er variatie is in genetische samenstelling die codeert voor verschillende niveaus van plasticiteit, dan kan er dus evolutie optreden in plasticiteit, net zo goed als er evolutie is van kenmerken die niet kunnen veranderen binnen het leven van een individu.

Een andere as waarlangs plasticiteit kan worden vergeleken, is het type kenmerk. Plasticiteit kan in vrijwel elk kenmerk optreden: van gedrag tot morfologie tot groei- en reproductieschema's. Uiteraard kunnen beide assen ook gecombineerd worden, zodat elk type kenmerk reversibel veranderbaar, eenmalig veranderbaar of onveranderbaar kan zijn.

Onlangs dat plasticiteit niet de oplossing voor alles is (er zijn ook kosten verbonden aan al die plastische veranderingen en aan het vermogen om te kunnen veranderen), is het toch een algemeen voorkomend fenomeen. Een belangrijke reden is het

eerder genoemde voordeel van kostenbesparing als er geen of weinig risico voor predatie (of een andere negatief proces) is. Een andere belangrijke reden is dat populaties zich soms niet goed genetisch aan hun omgeving kunnen aanpassen omdat de nakomelingen over een gebied met grote variatie in omgevingsfactoren verspreid raken. Dit betekent dat natuurlijke selectie lokaal de meer aangepaste ouders bevoordeelt, maar dat de nakomelingen in een heel ander milieu terecht kunnen raken en daar dus helemaal niet aangepast zijn. In zo'n geval zijn nakomelingen die zich kunnen ontwikkelen op een manier die het beste werkt in alle mogelijke nieuwe omgevingen, in het voordeel. Soorten met een groot verspreidingsvermogen die leven in een milieu dat erg varieert in de ruimte of in de tijd, vertonen daarom vaak een hoge mate van plasticiteit.

Introductie tot het onderzoekssysteem en de onderzoeksvragen

In dit proefschrift benadruk ik vooral de morfologische en gedragsmatige aanpassingen tegen predatie. De verschillende hoofdstukken behandelen de evolutie van anti-predatiekenmerken, de expressie van anti-predatiekenmerken in het laboratorium in afhankelijkheid van individuele omstandigheden, en experimentele en natuurlijke populatieverschillen in anti-predatiekenmerken in het wild.

De gevolgen van predatie op prooien kunnen worden bestudeerd door individuen en populaties te vergelijken die al dan niet zijn blootgesteld aan predatie. Dit heb ik gedaan op verschillende niveaus. Het 'laagste' niveau is dat van individuele variatie over de tijd. Om deze variatie te vergroten heb ik een aantal experimenten gedaan waarin ik de omgeving van het individu heb veranderd. Dit soort experimenten hebben als bijkomend voordeel dat de veranderingen die waargenomen worden oorzaaklijk (maar niet noodzakelijkerwijs direct) verbonden kunnen worden aan de veranderde factor. Dit verbetert de interpretatie van de mechanismes die leiden tot dit soort veranderingen van individuen. Omdat echter niet alles in het lab veranderd kan worden, is vergelijking in het veld ook noodzakelijk. Variatie in fenotypen (door genetische en omgevingsgestuurde verschillen) is te vinden binnen populaties, maar is vaak groter tussen populaties die in een verschillende omgeving verblijven. Beide vergelijkingen zijn relevant, omdat ze reacties op omgevingsfactoren op een verschillende ruimtelijke schaal weergeven. Als de historie van genetische relaties tussen individuen en populaties kan worden afgeleid (bijv. door het gebruik van genetische merkers), dan komt het effect van verschillende tijdschalen op individuele verschillen ook binnen handbereik. Tenslotte geeft de vergelijking tussen soorten informatie over patronen over een nog grotere tijdsschaal. Al deze vergelijkingen worden gemaakt in dit proefschrift.

Schelpdie

Dit proefschrift behandelt de twee weekleppige strand, maar als ingrediënt gewaardeerd en te bewaren tegen predatie (selen), vastgesteld schelpkleppendatoren benpredator kunnen zweesche studiesbehandelde

Er klevelutionaire nakomelingen types het mogelijk geveel zaande soorten de erfelijkheid

Vier sooproefschrift Strandgapeallemaal inderig tot za zwemmend Deze onvolten is vaak minder makmoeten wor

Er is eel dieptes gaaname. Scheze verzameent op tegen. Diepeleidt tot mbuisje neen

Schelpdieren

Dit proefschrift behandelt de ecologie en evolutie van anti-predatiekenmerken in tweekleppigen ('schelpen'). Restanten van deze dieren worden vaak gezien op het strand, maar de nog levende dieren zijn minder bekend bij het grote publiek, hooguit als ingrediënt van paella. Bij evolutionair biologen zijn tweekleppigen echter hogelijk gewaardeerd, om een aantal redenen. Ze zijn algemeen, en makkelijk te verzamelen en te bewaren in grote aantallen. Verder hebben ze een aantal duidelijke aanpassingen tegen predatie, zoals het zich ingraven in het sediment of zacht hout (boormosselen), vastgroeien aan harde substraten (mossels en oesters), en natuurlijk de harde schelpkleppen (soms met ribben of stekels die het kraken van de kleppen door predatoren bemoeilijken). Sommige soorten hebben zelfs tentakels met ogen die een predator kunnen zien aankomen, zodat ze de kleppen kunnen sluiten of zelfs weg kunnen zwemmen! Verder fossiliseren de kleppen makkelijk, en veel palaeontologische studies zijn verricht die de ecologie en evolutie van deze uitgestorven soorten behandelden, vaak in de context van predatie.

Er kleven echter helaas ook nadelen aan het gebruik van tweekleppigen voor evolutionaire studies. Tot nu toe is het onmogelijk gebleken om van veel soorten de nakomelingen in het veld te volgen, waardoor het onduidelijk kan zijn welke phenotypes het meeste bijdragen aan de volgende generatie. Als substituuat moet dan een mogelijk gerelateerd kenmerk worden gebruikt, zoals overleving, groeisnelheid of hoeveel zaadcellen en eieren. Ook is het vaak moeilijk, kostbaar en/of tijdrovend om de soorten in het lab te kweken, waardoor sommige onderzoeken (bijvoorbeeld naar de erfelijkheid van bepaalde kenmerken) onmogelijk zijn.

Vier soorten tweekleppigen van zoute wateren figureren nadrukkelijk in dit proefschrift: het Nonnetje *Macoma balthica*, de Kokkel *Cerastoderma edule*, the Strandgaper *Mya arenaria* en de Slijkgaper *Scrobicularia plana*. Deze soorten leven allemaal ingegraven in getijdegebieden of andere zoute ondiepe wateren met modderig tot zandig sediment. (In ieder geval als volwassen dier: de larven komen vrijzwemmend in het water voor, en de jonge dieren zitten vaak bovenop het sediment. Deze onvolwassen fase heb ik echter niet bestudeerd). Het ingraven van deze soorten is vaak geïnterpreteerd als anti-predatie gedrag, omdat ingegraven individuen minder makkelijk te vinden zijn voor predatoren, en bovendien eerst uit het sediment moeten worden gehaald om te worden opgegeten.

Er is echter wel een nadeel aan ingegraven leven, zeker als het om grote ingraafdieptes gaat. Experimenten laten zien tot dieper ingraven leidt tot lagere voedselopname. Schelpdieren leven van kleine organische deeltjes zoals algen en bacteriën, die ze verzamelen door water te filteren, of door deze van het oppervlak van het sediment op te zuigen met een soort buisje waardoor water met sediment wordt opgezogen. Dieper ingegraven dieren moeten het water door een langere buis zuigen, wat leidt tot meer weerstand, en ook het oppervlak dat kan worden afgezogen met het buisje neemt af als het dier dieper zit. Het is daardoor aannemelijk dat er een afwe-

ging is tussen diep ingraven met grotere bescherming tegen predatie en ondiep ingraven met een hogere voedselopname. Eenzelfde redenering geldt voor soorten met een dikke schelp, zoals de Kokkel. Het maken van deze schelp kost energie. Deze schelp geeft wel grotere bescherming tegen predatoren, maar diezelfde hoeveelheid energie kan daardoor niet voor groei en reproductie worden gebruikt.

Een laatste aspect van tweekleppigen wat introductie behoeft is het verschil in mobiliteit tussen volwassen en onvolwassen tweekleppigen. Elk van de vier behandelde soorten heeft aparte sexen, en de eieren worden in het water bevrucht door rondzwemmende zaadcellen. De larve brengt vervolgens enkele weken in het water door tot ze groot genoeg zijn om een schelpje te vormen en zich te vestigen op geschikt substraat in een hopelijk geschikt biotoop. Tijdens deze vrijzwemmende periode kan er een grote verplaatsing optreden en in hoeverre de jonge schelpdieren hun eigen habitat kunnen uitkiezen is nog erg onduidelijk. Maar het is wel duidelijk dat de verplaatsing van larven een stuk groter is dan die van de ingegraven volwassen dieren. Dit betekent dat de omgeving voor een zich vestigende larve en daarna het volwassen schelpdier, erg variabel kan zijn. Ook kan de variatie in de tijd waaraan volwassen dieren, zelfs individuen van dezelfde ouders, worden blootgesteld erg variëren tussen locaties, omdat de schelpdieren ongunstige periodes niet kunnen ontwijken. In dit proefschrift laat ik zien hoe deze volwassen schelpdieren met deze variatie in de ruimte en tijd omgaan, speciaal met variatie in predatierisico en -type.

Onderzoeksvragen

Deze algemene vraag hoe (variatie in) predatie, via evolutionaire effecten, de ecologie van volwassen tweekleppigen heeft gevormd, is misschien het beste weer op te splitsen in drie nieuwe vragen.

- (1) Heeft predatie geresulteerd in de evolutie van kenmerken die predatie vermindere(n)?
- (2) Kunnen we begrijpen waarom deze en niet andere kenmerken geevolueerd zijn tot anti predatie kenmerken?
- (3) Begrijpen we de mate van expressie van deze anti-predatie kenmerken?

In het laatste deel van deze samenvatting zal ik behandelen of en hoe de behaalde resultaten deze vragen beantwoorden.

Onderzoeksantwoorden

- (1) Heeft predatie geresulteerd in de evolutie van kenmerken die predatie verminderen?*

Om deze vraag te beantwoorden bediscussieer ik kenmerken die alleen of vooral in de aanwezigheid van predatoren optreden, en die de functie (lijken te) hebben om sterfte te reduceren. Strikt gesproken hoeft predatie niet noodzakelijkerwijs de drij-

vende kracht achter de evolutie van deze kenmerken te zijn, omdat ze ook hun huidige functie als anti predatie kenmerk secundair kunnen hebben verkregen. Echter, gezien de specificiteit van de kenmerken die ik bespreek is het niet onwaarschijnlijk de predatie een rol heeft gespeeld in de evolutie van deze kenmerken, en zal predatie zeker een rol spelen in de huidige evolutie van die kenmerken.

In hoofdstuk 3 laat ik zien dat Nonnetjes die blootgesteld worden aan prikkels die de nabije aanwezigheid van een krab verraden, zich dieper ingraven in het sediment dan individuen die die prikkels niet krijgen. Omdat het bekend is dat grotere ingraafdiepte de kans op predatie door krabben vermindert, is het te rechtvaardigen om deze reactie als anti predatie gedrag te zien. Hoofdstuk 4 en 8 laten vergelijkbare resultaten zien, dus dit resultaat is zeer robuust. In box 1 (tussen hoofdstuk 3 en 4) laat zien dat deze reactie van het Nonnetje op de aanwezigheid van krabben niet afhankelijk is van de aanwezigheid van dode soortgenoten (die aan de krabben gevoerd werden in het experiment van hoofdstuk 3). Als de krabben gedurende twee weken niet gevoerd werden en dus volkomen nuchter waren, reageerden de Nonnetjes net zo sterk op hun aanwezigheid als op de aanwezigheid van krabben die wel Nonnetjes te eten kregen. De resultaten van hoofdstuk 4 en hoofdstuk 8 zijn behaald met zulke niet-gevoerde krabben, hetgeen ondersteunt dat de reactie komt door prikkels afgegeven door de krab zelf. Box 3 (na hoofdstuk 8) laat zien dat de prikkels hoogstwaarschijnlijk chemisch zijn, aangezien de krabben in dit experiment fysiek gescheiden waren van het aquarium met de schelpdieren. In dit experiment traden ook reacties op bij Kokkels (hoger schelpgewicht en andere afmetingen), en de Strandgaper (grotere ingraafdiepte en grotere lengte van de siffo: de buis waarmee water wordt binnengezogen). Een dikkere schelp en een grotere ingraafdiepte verminderen predatie door krabben, dus ook deze twee soorten tweekleppigen vertonen anti-predatie kenmerken na blootstelling aan een predator.

In hoofdstuk 5 en 8 laat ik zien dat Nonnetjes ook reageren op de aanwezigheid van vogels. Individuen die afgeschermd waren van de vogels door middel van een gazen kooi waren minder diep in het sediment ingegraven dan individuen die buiten deze kooien leefden, en waar de vogels dagelijks overheen liepen (hoofdstuk 5). Ook vergelijkingen van dezelfde individuen die beide behandelingen ondergingen laten dit zien: grotere ingraafdieptes wanneer ze aan vogels werden blootgesteld (hoofdstuk 8). Vergelijkbare resultaten werden behaald in andere veldexperimenten die niet in dit proefschrift zijn beschreven. Dat deze verschillen niet komen door de kooistructuur zelf, dus onafhankelijk van het verschil in de aanwezigheid van vogels binnen en buiten de kooi, werd duidelijk door een 'mislukt' veldexperiment. In dit experiment waren de dichtheden aan vogels minimaal, zodat er geen duidelijk verschil in aanwezigheid van vogels was binnen en buiten een kooi. In dit experiment werd, in tegenstelling tot alle andere vergelijkbare experimenten, ook geen verschil in ingraafdiepte gevonden, hetgeen een kooi-effect uitsluit.

In al deze vergelijkingen heb ik individuele reacties op predatoren gebruikt: phenotypische plasticiteit (flexibiliteit) in kenmerken die predatie verminderen. Een ver-

gelijking op een ander niveau, die tussen populaties die in habitats voorkomen met of zonder een bepaalde predator, leverde verrassend genoeg geen verschil op (hoofdstuk 8). Dit hebben we geïnterpreteerd als een indicatie dat als plasticiteit eenmaal ontstaan is, de kosten van het vermogen om plasticiteit te tonen terwijl het nooit meer gebruikt wordt, zeer gering zijn. Als dat waar is, kan het erg lang duren voordat plasticiteit weer uit de populatie verdwijnt, omdat er nauwelijks selectie is tegen plasticiteit.

(2) Kunnen we begrijpen waarom deze en niet andere kenmerken geevolueerd zijn tot anti-predatie kenmerken?

Dit is een moeilijke vraag om te beantwoorden, omdat het een vraag is naar de potentiële voor- en nadelen van een kenmerk dat niet in werkelijkheid bestaat. Maar de waarde, en misschien zelfs het bestaansrecht, van wetenschap ligt in haar voorspellende capaciteiten. Hoe kunnen we voorspellen welke kenmerken belangrijk zijn of zullen worden om predatie te verminderen wanneer de prooien (in steeds grotere mate) worden blootgesteld aan predatie? Voor zaken als groei- en reproductieschema's is dit moeilijk, omdat deze nauw verbonden zijn aan de ecologische effecten van predatie, vooral als de populatiedichtheid afneemt door predatie. Echter, als predatie selecteert voor een toename in verdediging, is de uitkomst hiervan mogelijk minder verrassend, zeker als de predator redelijk goed bekend is. Predatoren (net als hun prooien) zijn beperkt in tijd en energie en hun prooikeus kan begrepen en tot op zekere hoogte voorspeld worden door modellen te gebruiken die veronderstellen dat de predatoren zich zo optimaal mogelijk zullen gedragen: ze zullen die prooi grijpen die hun reproductie zo veel mogelijk zal verhogen. Door deze prooien te vergelijken met het aanbod, kunnen we voorspellen welke prooien zich zullen voortplanten en dus hoe de volgende generatie eruit ziet. Gedetailleerde studies aan predatoren zijn dus zeker ook relevant voor studies aan prooien.

Dit is de aanpak die ik heb gebruikt in hoofdstuk 2, zij het in de ongebruikelijke situatie dat de kenmerken van elke individuele prooi niet vooraf bij de predator bekend zijn, terwijl deze prooikenmerken wel effect hebben op de voortplanting van de predator. Een predator kan dus niet de meest geschikte individuele prooi kiezen. Echter, in dit hoofdstuk laat ik middels een model zien dat kenmerken die de predatiesnelheid van een predator negatief beïnvloeden toch kunnen evolueren, zelfs als hier kosten aan verbonden zijn voor de prooi. Dit komt doordat eventuele ruimtelijke verschillen in prooikenmerken de predatiesnelheid lokaal kunnen verminderen door hun negatieve effect op de predator of omdat de predator dit soort gebieden mijdt. De overleving van dit soort prooien is dan dus groter in deze gebieden, en het beschermende kenmerk kan toenemen in volgende generaties. Dit een voorbeeld van groepsselectie, een in het recente verleden verketterde gedachtegang die echter wel degelijk realiteitswaarde kan hebben.

Box 3 (na hoofdstuk 8) voegt nog wat meer toe aan dit antwoord van hoofdstuk 2 (dat in principe elk kenmerk dat de predatiesnelheid van een predator verminderd, kan toenemen in een populatie onder predatiedruk). Dit experiment verliep helaas

niet probleemloos. Het experiment was gericht op de effecten van krabben, die anti-predatie kenmerken van hun prooien werden aangetrokken. Diep ingraven van de prooien die zich voorstelden aan verdediging, reeds gespecialiseerd in hun verdediging om te voorspellen het kenmerk. Het is na anti-predatiekenmerken deze rol in verdedigingen oogpunt: waarschijnlijk meer wikkelen dan om te integreren.

(3) Begrijpen we waarom deze en niet andere kenmerken geevolueerd zijn tot anti-predatie kenmerken?
Deze vraag gaat over de effecten van de prooien op de predator. Het predatierisico terug te vinden. De expressie, kan niet menten niet hebben kan echter worden leken zich minder dan in aanwezigheid altijd diep in, om Hieruit zou kunnen aanwezigheid van van kleine Nonn

De resultaten van de expressie van aanwezigheid van meer was. Een verlaagde aanwezigheid van zienswijze dat in tegen predatie, zou een verlaging van anti-predatie

niet probleemloos en de interpretatie is dus beperkt. Maar het algemene beeld van dit experiment was dat in elk van de drie soorten schelpdieren die werden blootgesteld aan krabben, de expressie van juist die kenmerken die over het algemeen als anti-predatie kenmerken worden geïnterpreteerd, toenam in de individuen die blootgesteld werden aan krabben. Soorten met sterke schelpkleppen die zich normaliter niet zo diep ingraven veranderden van schelpvorm en schelpdikte; soorten met zwakke kleppen die zich normaliter diep ingraven groeven zich nog dieper in. Oftewel: bij blootstelling aan verhoogd predatierisico specialiseren soorten zich nog sterker in hun reeds gespecialiseerd anti-predatiekenmerk, in plaats van iets nieuws toe te voegen aan hun verdediging. Als dit een algemeen resultaat is, is het een stukje makkelijker om te voorspellen welke kenmerken zich zullen ontwikkelen als anti-predatiekenmerk. Het is namelijk goed voorstelbaar dat kenmerken die een secundaire rol als anti-predatiekenmerk hebben, snel worden opgepikt door natuurlijke selectie om deze rol in versterkte mate te vervullen. Dit is ook begrijpelijk vanuit een kosten-baten oogpunt: in een individu met allerlei volledig geïntegreerde kenmerken is het waarschijnlijk minder kostbaar om een bestaand kenmerk in verhoogde mate te ontwikkelen dan om een nieuw kenmerk tot expressie te brengen en deze ook weer goed te integreren.

(3) Begrijpen we de mate van expressie van deze anti-predatie kenmerken?

Deze vraag gaat over de ecologie van anti-predatie kenmerken: welke factoren beïnvloeden de expressie, direct of indirect? Een voor de hand liggend antwoord is dat het predatierisico de expressie zal beïnvloeden en dit is in meerdere hoofdstukken terug te vinden. Echter, of meer of minder risico zich vertalen in meer of minder expressie, kan niet direct worden afgeleid uit mijn resultaten, omdat ik zulke experimenten niet heb verricht. Een zekere kwantitatieve gevoeligheid voor predatierisico kan echter worden afgeleid uit een niet opgenomen experiment. Grote Nonnetjes leken zich minder diep in te graven in aanwezigheid van ongevaarlijke kleine krabben dan in aanwezigheid van gevaarlijke grote krabben. Kleine Nonnetjes groeven zich altijd diep in, ongeacht de grootte van de krab: beide zijn voor hen uiterst gevaarlijk. Hieruit zou kunnen worden afgeleid dat grote Nonnetjes zich niet diep ingroeven in aanwezigheid van kleine krabben omdat ze een verminderd risico liepen ten opzichte van kleine Nonnetjes.

De resultaten van hoofdstuk 3 en 4 laten zien dat andere factoren (ook) de expressie van anti-predatie kenmerken zoals ingraafdiepte beïnvloeden. In aanwezigheid van meer voedsel nam ingraafdiepte af, zelfs als tegelijkertijd een krab aanwezig was. Een verlaagde energiereserve leidde ook tot een kleinere ingraafdiepte, zelfs in aanwezigheid van een krab. Deze veranderingen zijn in overeenstemming met de zienswijze dat ingraafdiepte een afweging is tussen voedselopname en bescherming tegen predatie, met als uiteindelijke doel om de reproductie te verhogen. In dat geval zou een verlaging of verhoging van predatierisico ook in een verlaging of verhoging van anti-predatie kenmerken kunnen leiden.

Deze resultaten laten ook zien dat ingraafdiepte een complex kenmerk is en afhankelijk is van tenminste drie factoren, maar waarschijnlijk van nog veel meer. Het lijkt dus vrij onrealistisch om exacte, kwantitatieve voorspellingen voor ingraafdiepte te doen voor een bepaalde (verandering in een) situatie, zeker als deze waarde weer in nieuwe modellen moet worden opgenomen. Dit lijkt bewaarheid te worden in hoofdstuk 6, waar gemanipuleerde verschillen in vogeldichtheid in overigens onveranderde habitats niet het verwachte verschil in morfologie en ingraafdiepte lieten zien in drie verschillende schelpdiersoorten.

Echter, in hoofdstuk 4 laat ik zien dat kwantitatieve veranderingen in ingraafdiepte als anti-predatie kenmerk wel gebruikt kunnen worden om algemene ecologische theorieën te testen. En het experiment met de veranderde energiereserves gaf, ondanks de verwachte en waargenomen complexiteit, ook een geschikt en eenvoudiger alternatief voor de waargenomen relatie tussen infectie met parasieten en verminderde ingraafdiepte van het Nonnetje. Deze relatie wordt vaak geïnterpreteerd als bewijs voor de opzettelijke en reproductieverhogende manipulatie van de gastheer door de parasiet. Maar in hoofdstuk 7 laten we zien hoe de verminderde energiereserves (door het verhongerings-effect dat de parasiet heeft) in combinatie met het 'asset-protection principle' (getest en bevestigd in hoofdstuk 4) een kwantitatieve verklaring biedt voor deze relatie. Omdat parasieten per definitie energie van de gastheer afnemen, is zo'n effect onvermijdelijk en zou dus niet als aangepast parasieten-gedrag moeten worden geïnterpreteerd. In overeenstemming hiermee is dat het effect van de parasiet niet zo groot is als verwacht zou worden als de parasiet de kans op doorgave aan de eindgastheer (vogels) maximaal wil laten zijn.

De vergelijking van anti-predatie kenmerken niet binnen maar tussen populaties gaf onverwachte resultaten. Nonnetjes van Nederlandse ondiepe wateren reageerden ook op vogels door zich dieper in te graven, en Noorse Nonnetjes reageerden op dezelfde manier ook op krabben, ondanks dat deze predatoren niet voorkomen in deze habitats. Behalve als de uitwisseling van genen tussen deze populaties en populaties waar deze predatoren wel voorkomen groot genoeg is om de effecten van selectie tegen plasticiteit tegen te gaan, moet de selectie tegen plasticiteit die nooit gebruikt wordt wel klein zijn. Dit betekent dat de kosten van het hebben van het vermogen tot plasticiteit klein moeten zijn. Tot nu toe is het moeilijk gebleken deze kosten te meten, en het vergelijken van populaties zou kunnen helpen om een schatting te maken voor deze kosten. Het betekent ook dat plasticiteit lang aanwezig zal blijven, ook als het nooit gebruikt wordt, en dat de individuen dus reeds aangepast zijn mocht de omgeving ooit weer predatoren huisvesten. Als dit ook opgaat voor andere plastische kenmerken, betekent dit dat populaties met plasticiteit weinig zullen veranderen in aantallen of kenmerken, zelfs als de omgeving wel veel verandert.

De resultaten
doet ertoe. M
deringen in g
van andere
Kwalitatieve
optimalisatie
tegen predati
voorspelling
lieten allerle
van zulke eff
predatierisic
rechtaan naa
kelen tot ant
door de spec
dat de voeds
voorkeur bij
ken die voor
kenmerk wer
elk van deze

complex kenmerk is en
lijk van nog veel meer.
spelingen voor ingraaf-
e, zeker als deze waarde
t bewaarheid te worden
ldichtheid in overigens
gie en ingraafdiepte lie-

randeringen in ingraaf-
n om algemene ecologi-
rde energiereserves gaf,
n geschikt en eenvoudi-
met parasieten en ver-
dt vaak geïnterpreteerd
anipulatie van de gast-
e de verminderde ener-
eft) in combinatie met
uk 4) een kwantitatieve
itie energie van de gas-
s aangepast parasieten-
ng hiermee is dat het
als de parasiet de kans
zijn.

maar tussen populaties
pe wateren reageerden
nnetjes reageerden op
en niet voorkomen in
e populaties en popu-
de effecten van selec-
plasticiteit die nooit
et hebben van het ver-
oeilijk gebleken deze
helpen om een schat-
eit lang aanwezig zal
dus reeds aangepast
dit ook opgaat voor
lasticiteit weinig zul-
g wel veel verandert.

De resultaten van dit proefschrift kunnen in één zin worden samengevat: predatie doet ertoe. Manipulatie van individuele blootstelling aan predatoren leidt tot veranderingen in gedrag en morfologie, maar met aanvullend en complicerende effecten van andere factoren zoals voedselbeschikbaarheid en interne energiereserves. Kwalitatieve veranderingen in ingraafdiepte kunnen begrepen worden vanuit een optimalisatie-optiek, waarbij voedselopname wordt afgewogen tegen bescherming tegen predatie, met als doel zoveel mogelijk te reproduceren. Echter, kwantitatieve voorspellingen zijn moeilijk te doen. Experimenten in het laboratorium en het veld lieten allerlei effecten van predatie zien, maar dit contrasteert met de afwezigheid van zulke effecten in een vergelijking in het veld tussen gebieden met hoge of lage predatierisico's. Het is dus moeilijk om de resultaten van labexperimenten rechttoe-rechtaan naar het veld te vertalen. Welke specifieke kenmerken zich zullen ontwikkelen tot anti-predatiekenmerk in de loop van de evolutie kan worden aangegeven door de specifieke manier waarop predatoren hun prooien selecteren. Elk kenmerk dat de voedselopname van een predator verhindert (hetzij door een verminderde voorkeur bij de predator hetzij door predatie onmogelijk te maken, en door kenmerken die voor of na de dood van de prooi hun effect hebben) kan als anti-predatie kenmerk werken, en afhankelijk van de specifieke situatie kan er selectie zijn voor elk van deze kenmerken.

